

CESARE F. SACCHI (*)

CONVERGENCE DU POLYMORPHISME CHEZ
CEPAEA NEMORALIS (L.) ET *MONACHOIDES INCHOATUS* (MOR.)
(GASTROPODA PULMONATA):
PARALLÉLISME ÉCOLOGIQUE OU MIMÉTISME IMITATIF?

Riassunto. — *Monachoides inchoatus* (Morelet) (Helicidae Hygromiinae) è un endemita della regione lusitanica che mostra una convergenza sorprendente fra il suo polimorfismo e quello di *Cepaea nemoralis* (L.) che è simpatica con esso (Figg. 1 e 2). Tale rassomiglianza (v. tavola f.t. a colori) si può interpretare come analogia di risultati dovuta a simile pressione selettiva ambientale (soprattutto microclimatica) su due specie che, per quanto notevolmente lontane fra loro come posizione sistematica, hanno ecologia simile. L'esito è una frequenza elevata di morfe rosee (e, per *C. nemoralis*, gialle con ornamentazione completa di bande) in quercete ed in ambienti freschi ed umidi da queste derivati, mentre le morfe gialle poco ornate nettamente prevalgono in brughiere assolate ed aride (Tabelle I e II). L'intervento di fenomeni di mimetismo imitativo (forse su base mülleriana) non può, tuttavia, essere aprioristicamente escluso.

Abstract. — *Converging polymorphism in Cepaea nemoralis (L.) and Monachoides inchoatus (Morelet) (Gastropoda Pulmonata). Climatic selection or mimicry?*

Monachoides inchoatus (Helicidae, Hygromiinae) a Lusitanian endemic snail, shows a polymorphism markedly converging towards its partly sympatric species *Cepaea nemoralis* (Helicidae, Helicinae) (see Figs 1 and 2). Such a resemblance (see the colour plate) may be the effect of an environmental selective pressure (mainly acting through microclimatic factors) which would lead to similar results for species that, though occupying distant systematic positions, yet share many ecological features. This can be summarized by data presented on Tables I and II. In oak woods and related biotopes both species show important frequencies of pink morphs (in *Cepaea*, also of highly banded yellow morphs) while in sunny and dry heath-like environments poorly banded (midbanded) yellow snails are largely prevailing. A possible rôle of mimicry (perhaps on a Müllerian ground) is also discussed.

(*) Istituto d'Ecologia animale ed Etologia dell'Università, Palazzo Botta, I - 27100, Pavia. D'après une communication présentée au V Colloque de la Société malacologique italienne (Salice Terme, Pavia: 9-11 mai 1981).

Monachoides inchoatus (Morelet) Hélicidé de la faune lusitanienne appartenant à la sous-famille des *Hygromiinae*, présente une homotypie exceptionnellement fidèle vis-à-vis de nombreuses morphes de *Cepaea nemoralis* (L.) (sous-famille des *Helicinae*).

La planche hors texte, dessinée d'après des animaux vivant dans les environs de Vigo, en Galice, non loin de la frontière portugaise, montre que le dessin fondamental de *M. inchoatus* est constitué par une bande spirale brune, plus ou moins foncée, jusqu'à noirâtre, immédiatement supracarénale. Cette bande, qui occupe à peu près la place de la bande 3 des *Helicinae* à cinq bandes, ne représente, à elle seule, un cas particulier. Un tel dessin est au contraire fréquent, non seulement chez des *Helicidae*, où on le rencontre, par exemple, chez les *Helicigoninae*, mais aussi dans d'autres familles, telles les *Eulotidae*. *Bradybaena fruticum* (Müll.); seul représentant actuel de cette dernière famille en Europe centrale, où elle était bien plus répandue au Tertiaire, présente parfois des morphes ainsi ornés, qui rappellent à leur tour la coquille de *M. inchoatus*, au point que ces deux espèces, pourtant éloignées en anatomie systématique, étaient autrefois rapprochées sur une base uniquement conchyliologique (KOBELT in ROSSMAESSLER, 1977). Puisque *B. fruticum* vit souvent dans les mêmes biotopes que *C. nemoralis* (broussailles et haies humides) et que, d'autre part, ses morphes sans bandes à coquille blanche translucide laissent voir un manteau souvent jaune brillant, on pourrait déjà constater chez ces *Eulotidae* une remarquable homotypie avec des *Cepaea* à dessin 00000 et 00300, morphes fréquentes un peu partout, mais particulièrement abondantes en milieu verdoyant et ouvert.

Toutefois, *M. inchoatus* ressemble plus étroitement et plus efficacement à *C. nemoralis* pour plusieurs raisons :

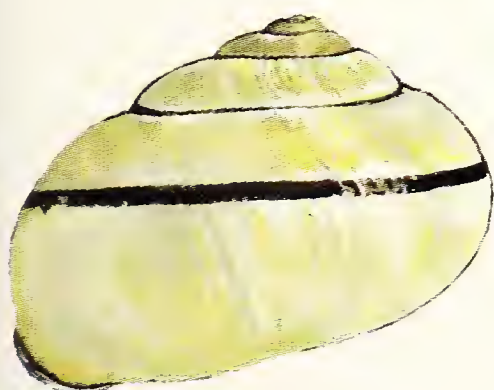
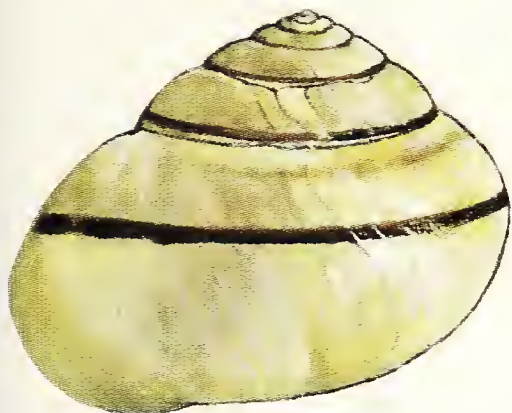
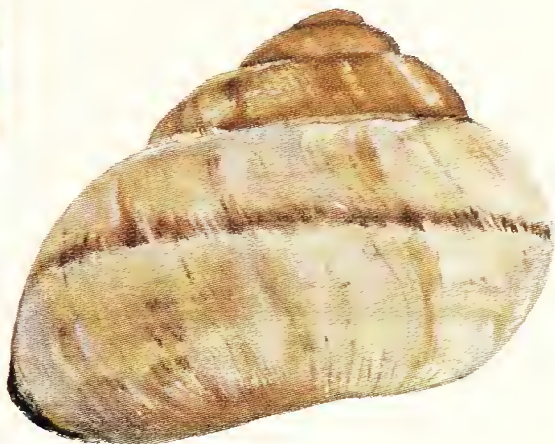
1) sa coquille présente deux couleurs fondamentales, jaune et rose, comme chez les *Cepaea nemoralis* de l'Europe méridionale, où la morphie brune est inconnue (LAMOTTE, 1966). La couleur rose du fond peut aller d'une nuance claire, rose-saumon (on doit probablement y voir le « noisette » de MORELET, 1845, et l'« acastanhada » de NOBRE, 1930) à une teinte

LÉGENDE DE LA PLANCHE HORS TEXTE EN COULEURS.

Coquilles de *Cepaea nemoralis* (L.) et de *Monachoides inchoatus* (Morelet) des environs de Vigo (Galice). Colonne de gauche (jaunes) : « Zone Sud » (Tableau II). Colonnes centrale et de droite (roses) : « Zone Nord » (Tableau I). Dans chaque colonne, la seconde coquille appartient à *Monachoides*. Le matériel dessiné n'a pas été choisi en recherchant les « mimes » les plus fidèles. Les coquilles de *C. nemoralis* en haut de chaque colonne ont des bandes pâles ou des bandes interrompues; ce type de dessin est toutefois minoritaire dans la région étudiée.

0 cm 1

M. Godaerts



vive, presque vermillon, rappelant ainsi le rose foncé de *C. nemoralis*, que les Auteurs de langue anglaise appellent parfois « red » (rouge). La morphé jaune varie d'un jaune paille à un jaune citron, « mimant » ainsi, respectivement, le jaune clair ou le jaune foncé de *C. nemoralis*;

2) à côté de la bande spirale en position 3, dont nous avons parlé, il en existe chez *M. inchoatus* une autre, généralement moins marquée (brun clair à acajou) près de la suture, occupant donc une position qui correspond à la bande 1 des *Helicinae* pentatéliées. Cette bande, qui peut d'ailleurs manquer, est surtout évidente chez les jaunes. Chez les roses, sauf chez les plus clairs, elle tend à s'estomper dans la couleur du fond, alors qu'il subsiste généralement une zonule spirale très claire le long de la suture même. Cette « première » bande brune est, au contraire de celle qui occupe la position 3, insolite en dehors des Hélicidae à cinq bandes. Bien que moins marquée que la bande 3, cette bande 1 qui, chez *Cepaea*, serait classée parmi les « bandes pâles » de LAMOTTE, ou les « smudged » des Auteurs anglais, est bien visible soit chez l'animal en repos, soit pendant la marche. Elle enrichit donc le spectre des ressemblances entre *M. inchoatus* et *C. nemoralis*;

3) ce spectre serait encore dilaté par l'existence (citée par MORELET, mais non par les Auteurs successifs, et que nous n'avons pu contrôler sur le terrain) d'une morphé jaune complètement sans bandes chez *M. inchoatus*;

4) chez plusieurs *M. inchoatus* roses, et, typiquement, chez les plus foncés, la bande brune en position 3 est doublée par une zone spirale, jaune clair à blanchâtre, contiguë à la brune en situation immédiatement basale, c'est à dire courant pratiquement dans la région carénale de la coquille. Cette zone, qui souligne et exalte la bande 3, est encore un caractère qui se retrouve chez bon nombre des *C. nemoralis* roses, et surtout, précisément, chez les « red »;

5) la forme de la coquille de *M. inchoatus* rappelle beaucoup, de son côté, celle de *Cepaea* n'ayant pas complété leur accroissement par la sécrétion du bourrelet péristomatique brun ou noir. En effet, le péristome de *M. inchoatus* n'est entouré que par un mince rebord blanchâtre, ce qui « lui donne l'apparence d'une coquille qui n'a pas encore atteint son degré de perfection » (MORELET, 1845). Le péristome n'est cependant visible que rarement, chez un Hélicidé à coquille arrondie, tant actif qu'en repos.

Une autre différence importante réside dans le nombre des tours, qui est de 6,5 à 7 chez *M. inchoatus*, et de 5,5 à 6 chez *C. nemoralis*, dont la coquille a des tours, surtout juvéniles, plus larges et relativement moins serrés. Il s'agit pourtant encore d'une différence difficile à apprécier

dans la nature, où les derniers tours, constituant le plus grand volume de la coquille, sont pratiquement les seuls apparents. Le volume des deux espèces est sensiblement égal, puisque *M. inchoatus* mesure, dans la région de Vigo, 20 à 23 mm de grand diamètre contre 16,5 à 18 mm de hauteur : taille égale, ou à peine inférieure, à celle des *C. nemoralis* de la même région (SACCHI & VIOLANI, 1977).

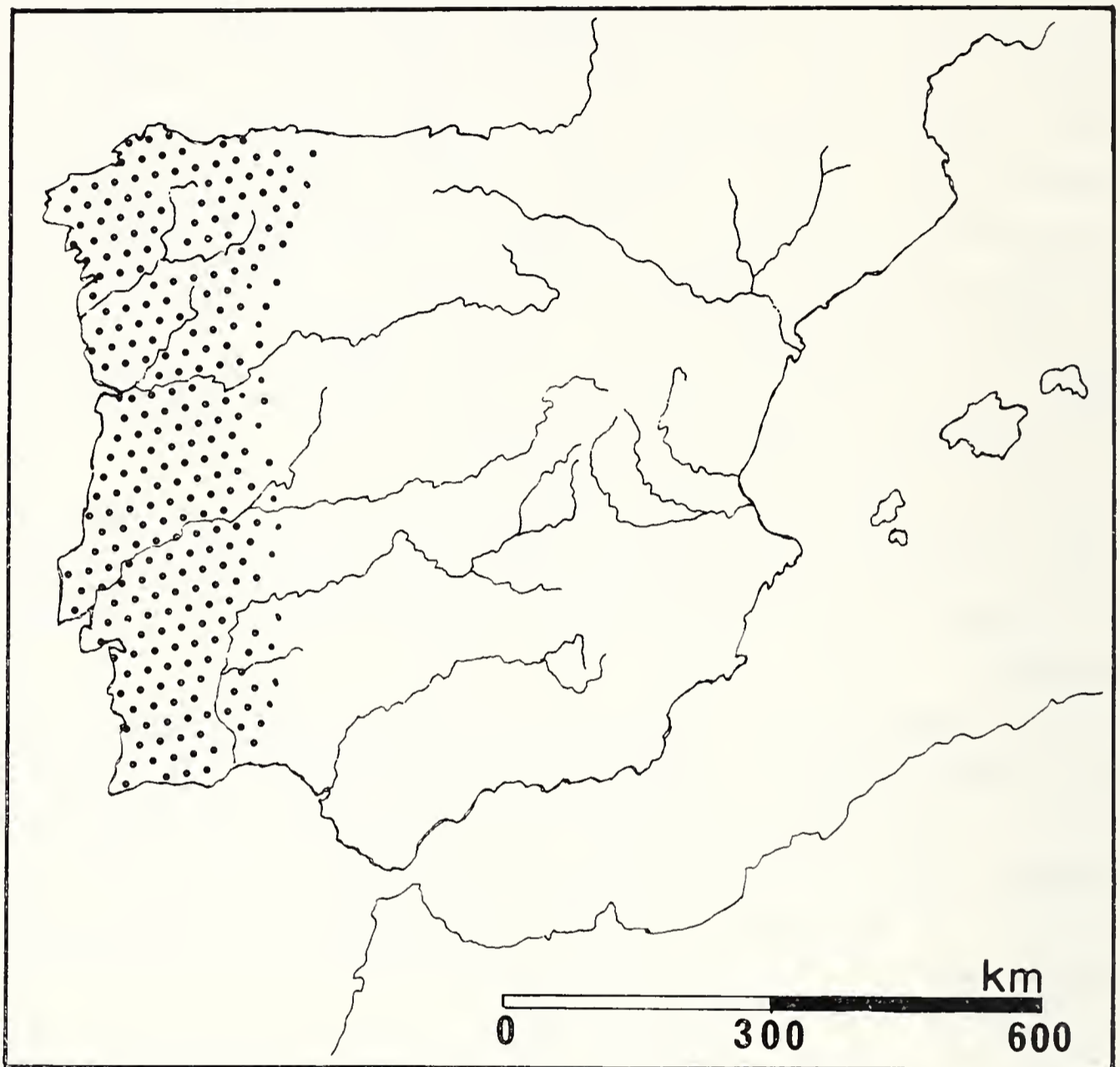


Fig. 1. — Distribution lusitanienne de *Monachoides inchoatus* (Morelet).

La ressemblance entre les deux espèces est, en somme, telle que, dans la nature, même le malacologiste averti, s'il manque d'expérience sur la faune lusitanienne, s'y méprend facilement; il est souvent nécessaire de compter les tours à l'aide d'une loupe, ou, chez les jeunes, de disséquer les animaux pour trancher la question.

La vieille et complexe querelle sur la valeur cryptique du polymorphisme chez *Cepaea nemoralis* (L.) qui ne paraît d'ailleurs aboutir à aucune solution simpliste (LAMOTTE, 1966; JONES et alii, 1977) serait-elle

donc destinée à se compliquer ultérieurement par des cas de mimétisme imitatif, où *C. nemoralis* pourrait jouer le rôle de modèle?

On sait que le mimétisme batésien n'est ni fréquent, ni sérieusement étudié chez des Gastéropodes terrestres de nos pays. La littérature malacologique européenne n'enregistre, à ce sujet, que des citations anciennes et hypothétiques, non quantitatives. Telle est l'hypothèse émise par SIM-

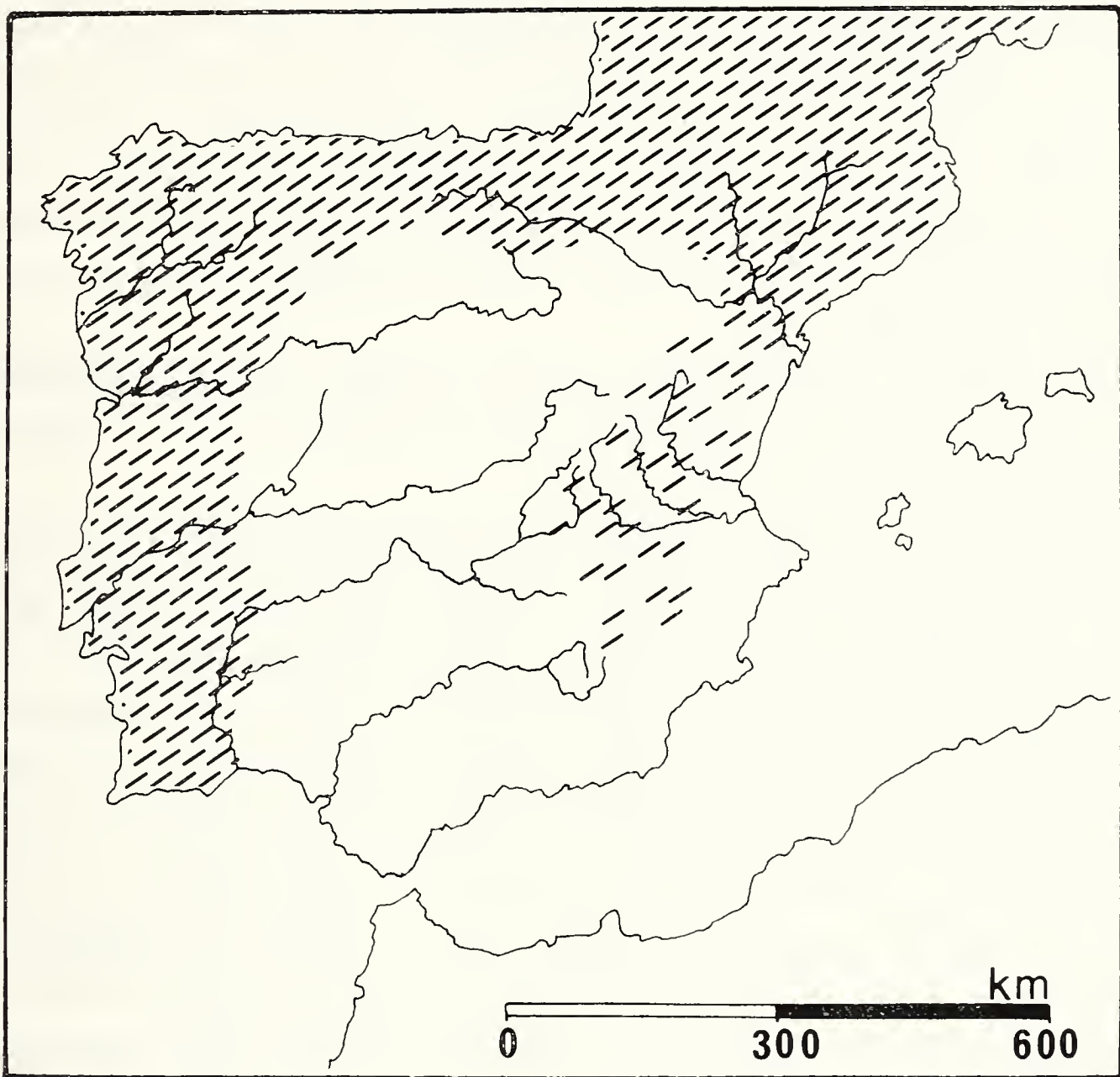


Fig. 2. — Distribution ibérique de *Cepaea nemoralis* (L.).
D'après SACCHI (1957) simplifié.

ROTH (1910) à propos des populations alpines — à épiderme gris tacheté de noir ou de brun foncé — de *Limax maximus* (L.). D'après SIMROTH, il s'agirait là de mimes de *Vipera berus* L. La tête du serpent serait imitée par le manteau, à contour elliptique, et son corps par le pied de la limace, qui, notoirement, peut atteindre en extension une longueur de quelques décimètres. Cette homotypie découragerait les Oiseaux malacovores.

Pour que l'on puisse éventuellement parler d'un mimétisme batésien, le supposé « modèle » et son « mime » doivent présenter un ensemble de

caractères écologiques communs. D'abord, ils doivent être sympatriques. C'est bien le cas (Figs. 1 et 2) de *M. inchoatus* et de *C. nemoralis*, la distribution ibérique de cette dernière recouvrant entièrement l'aire de dispersion de l'endémique lusitanienne, limitée au Portugal, à la Galice et à quelques territoires limitrophes (sud-ouest de l'Andalousie, León occidental).

Il faut, encore, que modèle et mime appartiennent au même écosystème, et qu'ils aient des cycles biotiques parallèles. C'est également le cas de nos deux espèces, qui sont phyticoles et génériquement mésophiles, en principe végétariennes, qui habitent des milieux forestiers et buissonnants⁽³⁾ qui n'estivent en pays atlantique, ainsi d'ailleurs que la plupart des Hélicidés, que d'une manière occasionnelle et discontinue, se reproduisent du printemps à l'automne, et possèdent un rythme d'activité crépusculaire-nocturne, qui ne devient diurne que par temps de pluie, de brouillard et de rosée.

Il faut enfin (« loi de Bates ») que le modèle soit plus fréquent que le mime, pour que celui-ci soit efficacement protégé. Et c'est encore notre cas (voir les tableaux I et II).

Ces tableaux montrent la distribution des principales morphes, chez *C. nemoralis* et *M. inchoatus*, en deux catégories de biotopes dans la région de Vigo. Le tableau I (« zone Nord », sur la côte nordorientale de la Ría de Vigo) contient les données relatives à des restes de chênaie — surtout à *Quercus pedunculata* Ehrh. = « encinares » — et à des biotopes humides et ombragés qui les ont remplacés, tels que des potagers, des roseraies, des haies denses. Le tableau II (« zone Sud », dans les environs de Bayona, au sud-ouest de Vigo) comprend les données relatives à ce particulier type de lande de Galice (= « brezales » et « retamales ») où le genêt à balai, les ajoncs, les bruyères voisinent avec des plantes à empreinte déjà méditerranéenne, des *Cistus hirsutus* (Lamk); des *Halimion*, etc. Il s'agit de biotopes ensoleillés, ayant une couverture végétale plus discontinue et substantiellement xérophile.

Dans les deux tableaux, les *C. nemoralis* sont classées d'après le système adopté par SACCHI & VALLI (1975), à l'exception des morphes classées ici dans la catégorie 003nn. Celle-ci comprend les coquilles où *n* est = 0, ou correspond aux bandes 4 et 5, mais *nn* n'est jamais = 0 (com-

(1) NOBRE (1930) attribue à *M. inchoatus* un habitat fréquemment muricole et pétricole (« nos muros expostos ao norte »). Ce serait le cas dans le sud portugais, où le climat général, déjà méditerranéen, est moins favorable aux espèces atlantiques. En Galice, cependant, cette espèce fréquente surtout les buissons, les branches feuillues, le pied des arbres et des haies, en compagnie même de *C. nemoralis* et, souvent, de *Cryptomphalus aspersus* (Müll.).

Cepaea nemoralis (L.)

| Morphe | 00000 | | | 00300 | | | 003nn | | | 12345 | | | autres | | | Total | | |
|---|-------|---|---|-------|----|----|-------|----|----|-------|----|----|--------|---|---|-------|----|-----|
| | j | R | T | j | R | T | j | R | T | j | R | T | j | R | T | j | R | T |
| | 4 | — | 4 | 19 | 12 | 31 | 27 | 24 | 51 | 54 | 23 | 77 | 4 | 5 | 9 | 108 | 64 | 172 |
| % R | 0,0 | | | 38,7 | | | 47,1 | | | 29,9 | | | 55,6 | | | 37,2 | | |
| % morphes sur le tot. | 2,3 | | | 18,0 | | | 29,7 | | | 44,8 | | | 5,2 | | | | | |
| % « midbanded » = 47,7 % « midbanded » + 00000 = 50,0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Monachoides inchoatus (Mor.)

| Morphe | J 00300 | | | J 10300 | | | Rose | | | Total | | |
|-----------------------|---------|---|-------|---------|---|-------|------|---|-------|-------|----|-------|
| | J | R | Total | J | R | Total | J | R | Total | J | R | Total |
| | 10 | | | 4 | | | 62 | | | 14 | 62 | 76 |
| % morphes sur le tot. | 13,2 | | | 5,3 | | | 81,5 | | | | | |

TABLEAU II. — Zone Sud.

Cepaea nemoralis (L.)

| Morphe | 00000 | | | 00300 | | | 003nn | | | 12345 | | | autres | | | Total | | |
|---|-------|---|---|-------|---|----|-------|---|----|-------|---|----|--------|---|---|-------|----|----|
| | j | R | T | j | R | T | j | R | T | j | R | T | j | R | T | j | R | T |
| | 3 | — | 3 | 24 | 6 | 30 | 10 | 6 | 16 | 15 | 6 | 21 | — | — | — | 52 | 18 | 70 |
| % R | 0,0 | | | 20,0 | | | 37,5 | | | 28,6 | | | 0,0 | | | 25,7 | | |
| % morphes sur le tot. | 4,3 | | | 42,9 | | | 22,9 | | | 30,0 | | | 0,0 | | | | | |
| % « midbanded » = 65,7 % « midbanded » + 00000 = 70,0 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

Monachoides inchoatus (Mor.)

| Morphe | J 00300 | | | J 10300 | | | Rose | | | Total | | |
|-----------------------|---------|---|-------|---------|---|-------|------|---|-------|-------|---|-------|
| | J | R | Total | J | R | Total | J | R | Total | J | R | Total |
| | 36 | | | 16 | | | — | | | 52 | — | 52 |
| % morphes sur le tot. | 69,2 | | | 30,8 | | | 0,0 | | | | | |

binaisons 00345; 00305; 00340). Avec la classe 00300, la classe 003nn constitue l'ensemble des coquilles « midbanded » des Auteurs anglais; l'ensemble, en somme, où le dessin ne comprend pas les deux bandes les plus près de la suture. Quant au petit groupe « autres », nous y classons ici uniquement des 10345 et des 02345.

Les formules utilisées pour *M. inchoatus* n'impliquent évidemment aucune homologie entre le système de bandes des Helicinae pentaténiées, comme *Cepaea*, et celui des Hygromiinae, comme *Monachoides*. Elles ne sont donc adoptées dans ces tableaux que par souci de simplicité descriptive et par analogie de position sur la coquille. Parmi les *Monachoides* roses, le tableau I en comprend sept à teinte de fond pâles, présentant des traces de la bande 1 (:0300).

La distribution des morphes de *C. nemoralis* ne peut que confirmer des résultats assez généralement admis par les Auteurs (LAMOTTE, 1966; JONES et alii, 1977). En milieu frais et ombragé (2) les roses sont relativement plus fréquents, et il en est de même pour les jaunes à dessin complet. Le calcul du χ^2 pour la somme de tous les roses et des jaunes 12345, entre la « zone Nord » et la « zone Sud », donne une valeur de 8,87 significative à 1%. On peut d'ailleurs remarquer la rareté des phénotypes à fusion de bandes: il s'agit de 8 cas seulement sur l'ensemble des 242 *C. nemoralis* étudiées (3). Un seul cas, d'autre part, de bourrelet du péristome non pigmenté (chez un 00000 jaune de la zone Sud). En milieu ouvert et sec, les roses et les jaunes 12345 raréfient donc leur présence. De plus, tous les roses du tableau II sont des pâles, alors que ceux du tableau I sont souvent des foncés, comme le coquilles dessinées dans la planche en couleurs hors texte.

Le parallélisme des variations de *M. inchoatus* est net. En milieu ombragé, il y a prépondérance des roses, tandis que ceux-ci font totalement défaut dans la lande.

Les populations étudiées ici ne sont pas très nombreuses, surtout dans les « brezales », où les caractères défavorables aux Mollusques des sols de Galice (terrains pierreux granitiques ou schisteux, toujours extrêmement pauvres en calcaire, à pH acide, autour de 6 ou moins) ne sont même pas atténués et corrigés par la fraîcheur microclimatique qu'apporte un environnement végétal dense et bien feuillu; cependant, malgré

(2) Pour une cartographie botanique de la région, schématique certes, mais utile dans les limites de ce travail, voir les chapitres rédigés par le « Groupe Metra-Seis » pour les volumes écologiques de la Caja de Ahorros de Vigo (1976).

(3) Toutes ces coquilles à fusion de bandes appartiennent à la combinaison (12) 345; 6 sont dans la « Zone Nord » (1 rose et 5 jaunes); 2 (jaunes) dans la « Zone Sud ». Il s'agit donc de fusions très limitées.

la faiblesse des effectifs, des différences entre les deux catégories de biotopes, telles que nous les avons mises en évidence dans les tableaux, se répètent constamment dans toute la région ⁽⁴⁾.

La convergence des variations chez les deux espèces pourrait être simplement interprétée comme une analogie de résultats sélectifs déterminée par l'action des mêmes facteurs environnants sur deux escargots possédant un schéma de variabilité assez semblable. En effet, pour soutenir l'hypothèse du mimétisme batésien, il faudrait mettre en évidence, à côté d'un modèle et d'un mime, le troisième membre du système éthologique de ce mimétisme: l'opérateur destiné à être trompé et dépisté par la ressemblance entre modèle et mime (la « dupe » de PASTEUR, 1972). Il s'agit du prédateur qui, recevant du modèle et du mime des signaux assez semblables, au moins pour sa sensibilité aux formes et aux couleurs, répond à ces signaux en évitant l'un et l'autre. Dans le mimétisme batésien classique, pourtant, seul le modèle serait vraiment à éviter, constituant pour l'opérateur un danger réel ou une nourriture non appréciable; la réponse de la « dupe » vers le modèle est donc éthologiquement et physiologiquement correcte; sa réponse vers le mime est éthologiquement correcte, mais physiologiquement fautive, car il s'agirait cette fois d'une proie utile à l'opérateur (VANE-WRIGHT, 1981). Le mime tire ainsi un avantage protectif de sa ressemblance au modèle, mais celui-ci peut se trouver en désavantage sélectif, car, si l'opérateur goûte avant au mime et qu'il l'apprécie, il peut être amené à tuer un certain nombre de modèles avant d'apprendre à en reconnaître l'inutilité ou le danger. Il ne devient alors qu'un peu trop tard la « dupe » du mimétisme. C'est là que la « loi de Bates » retrouve sa signification sélective.

Pour le système *C. nemoralis* / *M. inchoatus*, on ne saurait évidemment rechercher la dupe « naturelle » chez le malacologiste... ni chez l'homme tout court. En Galice, en effet, pays étroitement lié à l'économie maritime, aucun escargot n'intéresse la cuisine populaire, même pas le gros, et partout ailleurs apprécié, *Cryptomphalus aspersus* (le commun « petit gris »). Ces animaux sont considérés sans goût et sans valeur, à côté des produits de la mer, et l'homme ne saurait jouer pour *C. nemoralis* le rôle de prédateur visuel qui a pu être proposé pour d'autres pays (SACCHI et VALLI, 1975).

La présence, aussi bien chez *C. nemoralis* que chez *M. inchoatus*, de couleurs et de dessins aposématifs dans la série jaune-rouge-brun, auxquels les Oiseaux diurnes — autres que les Falconiformes — sont

(4) Les colonies de *C. nemoralis* sont typiquement peu nombreuses dans cette région (SACCHI & VIOLANI, 1977) ainsi, d'ailleurs, que dans tous les secteurs méridionaux de l'aire de distribution de cette espèce (SACCHI, 1980).

notoirement très sensibles (WICKLER, 1966; PASTEUR, 1972; ces Oiseaux sont aussi sensibles au vert, qui est toutefois perçu comme une « couleur de fond », sans signification alimentaire) conseilleraient de rechercher la « dupe » dans ce groupe animal. Ce sont, d'ailleurs, des considérations de cet ordre qui canalisent les hypothèses des Auteurs envisageant la prédation sélective comme un mécanisme primordial de maintien du polymorphisme dans les populations naturelles de *Cepaea* (LAMOTTE, 1966; JONES et alii, 1977).

On sait que plusieurs limicoles et plusieurs Oiseaux marins ne dédaignent nullement des proies terrestres disponibles à la lisière de leur habitats typiques. Toutefois, dans la région de Vigo, parmi le matériel qui a servi à construire nos tableaux, nous n'avons trouvé que six cas de coquilles apparemment cassées par des prédateurs, toutes dans la zone Nord (tableau I); Il s'agit d'un seul *M. inchoatus*, rose foncé, et de deux *C. nemoralis* (un rose 12345 et un jaune 00345) présentant des cassures attribuables à des Oiseaux; et de trois *Cepaea* (un rose 12345; un rose 02345; un jaune 00345) paraissant au contraire coupés sur le dernier tour suivant les lignes irrégulières tracées par des dents de micromammifère. En dehors de la zone étudiée, deux vieilles coquilles de *M. inchoatus* jaunes, aux pieds d'un mur, paraissaient également découpées de cette manière.

Les rats ne sont point rares le long de ces côtes, mais il préfèrent nettement les petits gris, dont l'habitat est d'ailleurs si souvent rudéicole. Il y a également peu de traces de prédation chez *Euparypha pisana* (Müll.) qui dans les rias de Galice atteint souvent des tailles proches de celle des *Monachoides* adultes (SACCHI et VIOLANI, 1977) et dont les peuplements arrivent parfois en contact avec les mésophiles, en milieu relativement ouvert et sableux, tout près de la côte. Aucune « enclume à grives » n'a pu être découverte, bien que de tels « outils » ne soient pas rares ailleurs en situation littorale, jusque dans les dunes, où les pierres sont remplacées par n'importe quel objet assez dur et solide, même par des têtes de gros clous enfoncés dans le sable (SACCHI, 1980).

Les données jusqu'ici disponibles permettraient plutôt d'envisager, très prudemment il est vrai, une hypothèse de mimétisme müllerien. Dans cette catégorie de mimétisme imitatif l'on place, en effet, des cas où mime et modèle, tous les deux désagréables et inacceptables comme proies (dans le cas de *C. nemoralis* et de *M. inchoatus* on devrait atténuer cette affirmation en « peu acceptables ») se partagent, avec les mêmes signes aposématiques, le risque des prédateurs. Le moins fréquent des deux est, en partie du moins, protégé par la fréquence plus élevée de l'autre membre du système mimétique et, en tout cas (VANE-WRIGHT, 1981) toutes les composantes du système en tirent des avantages: les possibles proies,